

OBSERVATIONS SUR L'ÉCOLOGIE DE LA MARMOTTE DES ALPES

par † Georges ZELENKA (*Genève*) *

Les observations qui font l'objet de cet article ont été faites, en 1963 et 1964, en divers points de la Suisse, en particulier en Valais (Fionnay, Bonatchesse et l'Alia) et en Engadine (Stabel Chod, Munt la Schera et Val Nügli), dans le but d'obtenir des indications précises sur la structure des populations naturelles de *Marmota marmota* et les densités de peuplement de cette espèce dans différents biotopes alpins.

Les altitudes des principales « colonies » étudiées sont les suivantes : Fionnay et Bonatchesse, 1 500-1 600 m ; Stabel Chod, 1 960 m ; Munt la Schera, 2 100 m. La « colonie » de Fionnay étant celle où le plus grand nombre d'observations ont été faites, il n'est pas sans intérêt d'en donner ici une description succincte. Elle est établie dans un cône de déjection orienté Sud-Sud-Ouest, commençant à l'altitude de 1 680 mètres, finissant à celle de 1 500 mètres, avec une pente moyenne de 24°. La longueur du cône, en son centre, est de 440 mètres. Il est bordé en bas par une route, en haut par des rochers, en aval par un torrent près duquel poussent quelques aulnes

* C'est au printemps de 1963 que Georges Zelenka entreprenait, à mon instigation, une étude par marquage de l'écologie de la Marmotte des Alpes. Cet excellent ornithologiste, élève de Paul Géroudet et de Robert Hainard, avait en effet décidé de préparer une thèse de mammalogie, dont le Professeur A. Portmann avait accepté que la soutenance ait ultérieurement lieu à Bâle. Pendant près de deux ans, Georges Zelenka me tint au courant, mois par mois, de ses observations en Valais, en Engadine et au jardin zoologique de Bâle. Rapidement les faits intéressants s'accumulèrent et il m'envoyait, le 20 novembre 1964, une première rédaction du chapitre sur la structure des populations de *Marmota marmota*. Aussi est-ce avec une douloureuse surprise que j'apprenais, trois semaines plus tard, sa mort brutale, à 24 ans, le 10 décembre 1964, des suites d'une intervention chirurgicale banale. Avec lui disparaît l'un des plus brillants et des plus sympathiques membres du dynamique groupe genevois, si lié à notre revue. C'est pourquoi j'ai cru de mon devoir, en mémoire de ce jeune naturaliste tchèque de naissance et suisse d'adoption, de publier les observations les plus intéressantes qu'il avait réussi à faire jusqu'ici sur la Marmotte des Alpes. Pour ce faire, j'ai utilisé essentiellement les « brouillons » des deux chapitres de sa thèse qu'il avait achevés avant de disparaître, ainsi que ses notes de terrain mises aimablement à ma disposition par ses parents. F. Bourlière.

verts, et en amont par une forêt d'épicéas. Hormis quelques pierriers et buissons de *Rhododendron*, la surface du cône est garnie d'une pelouse alpine. Les marmottes ne sont pas, et de loin, les seuls Mammifères herbivores à fréquenter ce biotope : j'ai observé jusqu'à 30 bouquetins et 15 chamois paissant dans cette zone, les derniers surtout tôt le matin. Le Campagnol des neiges est très abondant là où le sol est rocheux (1 couple en moyenne par 4 à 6 mètres de pierrier) et le Mulot fauve a été piégé, près du terrier principal de la famille B. Ces deux Rongeurs servent de nourriture de base à l'Hermine que j'ai vue circulant encore en pelage hivernal, entre le 15 et le 23 avril 1964, cherchant des *Microtus nivalis*. Comme autres Carnivores j'ai également noté à plusieurs reprises des renards, et aussi un Blaireau. Trois aigles, un couple d'adultes et un immature, survolaient régulièrement la colonie au printemps de 1964 ; on sait que cet oiseau est le principal prédateur des Marmottes. Comme autre Vertébré fréquentant la colonie, signalons également la Vipère aspic, observée près de l'une des entrées du terrier principal de la famille A.

Les petits Mammifères suivants ont été vus ou capturés aux alentours de la « colonie » : *Clethrionomys glareolus*, *Microtus nivalis* et *Apodemus sylvaticus* dans la forêt de la face Nord ; *Clethrionomys glareolus*, *Apodemus sylvaticus*, *Sorex araneus*, *Sorex minutus* et *Sorex alpinus* dans la forêt de la face Sud, et *Apodemus tauricus*, *Microtus nivalis* et *Neomys fodiens* près du ruisseau.

CONDITIONS DE CETTE ÉTUDE

Techniques utilisées. Dans la majorité des cas, les observations ont été faites dans un nombre restreint de populations naturelles, aussi peu affectées que possible par les activités humaines — les « colonies » situées à l'intérieur du Parc National Suisse étant, bien entendu, complètement protégées. Un effort particulier a été fait pour marquer dans chaque population le nombre maximum d'individus, de manière à pouvoir déterminer leur sexe et leur âge, et étudier plus commodément leur comportement.

Le piège qui s'est avéré le plus commode pour les captures fut la *Havahart Humane Trap*, fabriquée par l'Allcock Manufacturing Company, et largement utilisée outre Atlantique pour des travaux de ce genre. Le « tranquillisant » employé pour atténuer le stress de la capture et permettre le marquage fut le *Sernyl* (Phényl-Cyclo-Hexyl-Pipéridine).

Les marques colorées qui m'ont semblé les mieux tolérées et les plus résistantes à l'usage, furent les rubans en plastique tressés et les « boutons » à lapins de garenne retenant un carré de matière plastique, insérés dans le pavillon de l'oreille ; la visibilité de ces marques est grande et la combinaison des différentes couleurs permet le marquage d'un nombre suffisant d'individus dans chaque « colonie ».

Détermination du sexe et de l'âge. Le meilleur critère de détermination du sexe chez la Marmotte capturée pour marquage me semble être la différence existant entre la distance séparant l'orifice vaginal de l'anus chez la femelle, et la distance séparant le pénis de l'anus chez le mâle. Si l'on effectue ces mesures (en centimètres à partir du centre des orifices en question) aux différents âges, on obtient en effet les résultats suivants :

Age	Femelles	Mâles
Jeune, 1 semaine après la sortie du terrier ..	1; 1; 1	1,5
Jeune, début août	1	2,5
Jeune, début septembre .	1,5; 1,5; 1,5; 2	3,5
Immature	2,5	3,5; 4,0; 4,5; 4,5; 4,5; 4,5; 4,5
Adulte	2,0; 2,5	5,5; 5,5; 6,0; 6,5

La différence entre les deux sexes est donc nette; passé l'âge de un an, si la distance entre « papille génitale » et anus est inférieure à 3 centimètres il s'agit d'une femelle, si cette même distance est supérieure à 3 centimètres il s'agit d'un mâle (1).

Le problème de la reconnaissance des classes d'âge est plus complexe. De la naissance au premier sommeil hivernal, les jeunes sont faciles à reconnaître par leur taille et leur poids. Les immatures de première et de seconde année peuvent aussi être reconnus de la même façon, avec un peu d'habitude (voir plus loin, le cycle des poids). Plus tard, le problème devient beaucoup plus complexe et seule l'étude longitudinale d'animaux marqués permettra peut-être de trouver des critères diagnostics (dimensions et couleur des incisives) utilisables sur le vivant. Le meilleur indicateur de maturité est, chez la femelle, la taille des mamelles. Après le premier sommeil hivernal, celles-ci ont 2 mm de diamètre et 1,5 mm de hauteur; chez les femelles n'ayant pas encore allaité, les dimensions ne dépassent pas 2 × 2 mm. Chez les mères allaitantes, par contre, elles atteignent de 8 à 12 mm de diamètre et de 9 à 14 mm de hauteur. Chez les mâles, elles ne dépassent jamais la taille de celles de femelles immatures.

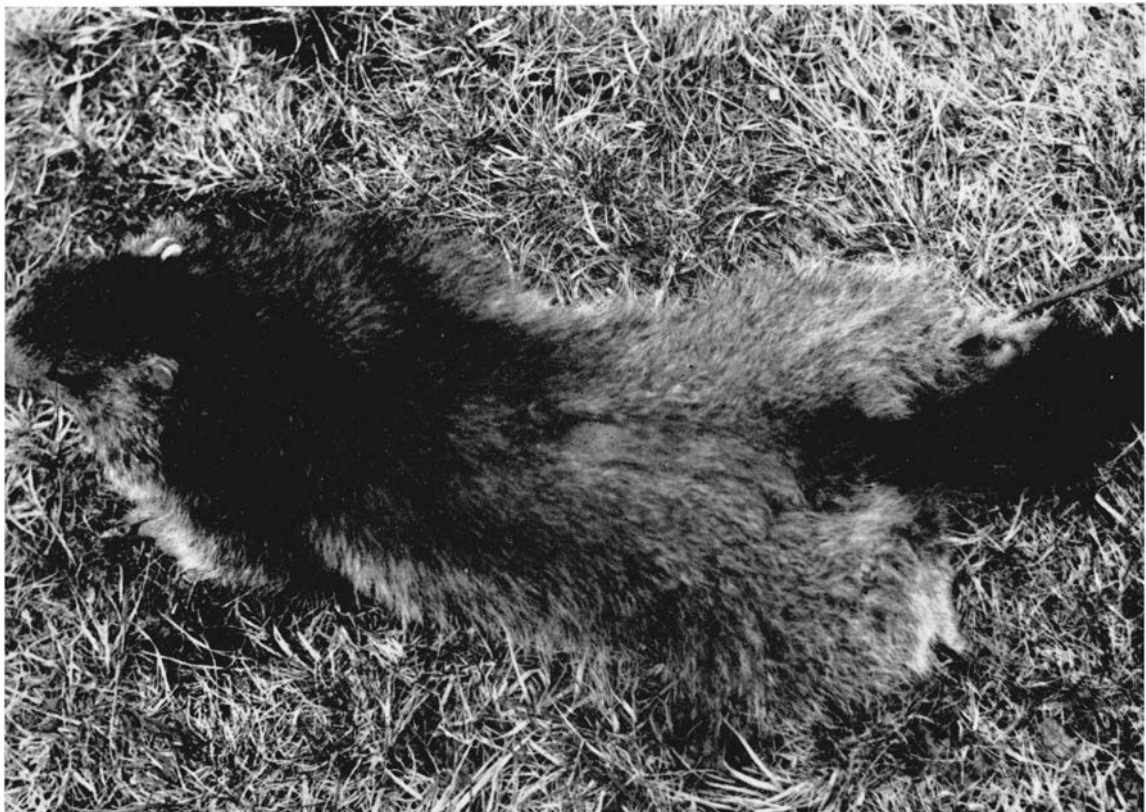
LE CYCLE ANNUEL D'ACTIVITÉ

La durée totale de la période d'activité de *Marmota marmota* varie, en Suisse, de 5 mois et demi au minimum à 7 mois et demi au

(1) Couturier (1964) arrive aux mêmes conclusions; chez les mâles adultes la distance qui sépare l'anus du méat urétral est de 4 à 5 cm alors que chez la femelle la distance de l'anus à la vulve est de 10 à 15 mm seulement; la fente vulvaire allongée atteint de 3 à 4 mm (F.B.).



Deux exemples de Marmottes marquées.





Ci-dessus : La colonie de Fionnay, en Valais.

Ci-dessous : la colonie de Munt la Schera, en Engadine.



maximum (Zoo de Bâle). D'après notre expérience, ainsi que celle des gardes de la Vallée de Bagnes, il semble bien que de façon générale (mais non absolue) les marmottes de basse altitude se réveillent plus tôt que celles vivant plus haut.

Voici les quelques observations précises que nous avons pu faire sur les premières dates d'apparition et les dernières disparitions de marmottes dans les trois colonies que nous avons étudiées en détail :

<i>Localité</i>	<i>Altitude</i>	<i>Première apparition</i>	<i>Dernière observation</i>	<i>Durée de la période d'activité</i>
Fionnay, 1963.	1 500 m	2 avril	10 octobre	6 mois 1/2
Fionnay, 1964.	1 500 m	18 mars	1 octobre	6 mois 1/2
Stabel Chod, 1964	1 960 m	17 avril	29 sept.	5 mois 1/2
Munt la Sche- ra, 1951 ...	2 100 m	18 avril	8 octobre	5 mois 3/4
Munt la Sche- ra, 1954 ...	2 100 m	14 avril	30 sept.	5 mois 1/2
Munt la Sche- ra, 1963 ...	2 100 m	19 avril	30 sept.	5 mois 1/2

Dans les conditions naturelles, la période d'activité de la Marmotte paraît donc durer, en Suisse, de 5 mois et demi à 6 mois et demi. Les dates correspondantes pour le jardin zoologique de Bâle sont données ci-après.

<i>Années</i>	<i>Nombre de sujets</i>	<i>Date de la première sortie</i>	<i>Date de disparition</i>	<i>Durée d'activité</i>
1945	2	28 mars	15 octobre	6 mois, 18 jours
1946	6	26 mars	7 octobre	6 mois, 12 jours
1947	4	21 mars	12 octobre	6 mois, 22 jours
1948	1	6 mars	28 octobre	7 mois, 21 jours
1949	2	26 mars	25 octobre	6 mois, 29 jours
1950	1	23 mars	14 octobre	6 mois, 22 jours
1951	1	18 avril	8 octobre	5 mois, 20 jours
1952	1	(neige épaisse) 6 avril	17 octobre	6 mois, 10 jours
1953	1	26 mars	18 octobre	6 mois, 12 jours
1954	3	21 mars	17 octobre	6 mois, 15 jours
1955	?	21 mars	9 novemb.	7 mois, 17 jours
1957	1	29 mars	11 octobre	6 mois, 14 jours
1958	4	31 mars	19 octobre	6 mois, 18 jours
1959	1	24 mars	27 octobre	7 mois, 7 jours
1962	2	3 avril	31 octobre	6 mois, 7 jours
1963	2	3 avril	1 novemb.	7 mois

Outre l'altitude, il semble bien que l'exposition de l'emplacement occupé par la « colonie » joue également un rôle dans la date du réveil printanier. A. Rauch (*in litt.*) m'a ainsi signalé que dans le Val dal Fain il existait un décalage d'une quinzaine de jours (au printemps et en automne) entre le Versant regardant vers le Sud-Est et celui orienté vers le Nord-Ouest; sur le premier les marmottes s'éveillent et s'endorment environ 15 jours plus tôt que sur le second. La différence de durée d'ensoleillement peut, dans certains cas, faire en sorte que des marmottes vivant à une certaine altitude deviennent actives plus tôt que celles habitant plus bas. Ainsi, en 1964, les animaux vivant à Grimels (2 055 m) sont sortis de leur terrier avant ceux de Stabel Chod (1 960 m), la durée journalière d'ensoleillement étant plus longue d'une heure et demie dans la première localité que dans la seconde, à cette époque de l'année. De la même façon C. Pitsch (*in litt.*) m'indique qu'au Val Nügli la famille du fond de la vallée (2 280 m) s'est éveillée une semaine plus tôt en 1964 que celle du milieu de la vallée (2 140 m). Rappelons à ce propos que Müller-Using avait déjà signalé que les marmottes habitant de fortes pentes, près des crêtes, sortent plus tôt que celles vivant plus bas, là où la neige a persisté plus longtemps.

Le réveil de l'animal semble précéder d'une dizaine de jours la première apparition hors du terrier d'hivernage; il bouge dans sa galerie, en continuant à somnoler une partie de la journée, remue du foin et dégage les « bouchons ». Une fois sortie, la Marmotte reste généralement active en dépit d'éventuels retours offensifs du mauvais temps. Néanmoins, P. Margadant (*in litt.*) a observé, en 1957 (à 2 400 m), que des animaux sortis à la mi-avril avaient regagné leur terrier pour 3 à 4 semaines, à la suite d'une forte chute de neige (6 mètres); dans ce dernier cas, l'activité ne reprit vraiment qu'à la mi-mai.

Lors des premières sorties, courtes au début mais se faisant de plus en plus longues les jours suivants, les marmottes ne mangent pas ou peu; elles sortent, et surtout rentrent du « foin », parcourant souvent plus de 100 mètres sur la neige pour récolter l'herbe jaunie qui servira à leur nouvelle litière. Elles maigrissent alors de façon nette.

C'est peu de jours après qu'elles ont quitté le terrier d'hivernage que l'on observe les premières manifestations nuptiales des marmottes : « reniflages » brutaux et brefs sur la joue de la femelle, essais d'accouplements, tremblements du corps et grognements sourds à proximité de la femelle, « marquage » (1) jugal d'une surface importante et grattage du sol (parfois non suivi de « marquage »); le mâle peut mettre plus d'une semaine à se faire accepter

(1) Le « marquage » olfactif se fait chez la Marmotte avec la sécrétion des glandes des joues (Koenig, 1957). Les glandes anales sont uniquement utilisées comme « moyen de défense ».

par la femelle (Observation de la famille A II de Fionnay en 1963, où cette « approche » a duré du 9 au 16 avril). A cette période les adultes paraissent avoir un comportement territorial très développé. Dans la matinée du 1^{er} avril 1964, à Fionnay, j'ai par exemple observé deux marmottes de la « colonie » I franchissant sur la neige le torrent qui sépare cette dernière de la « colonie » II. Dès qu'ils furent en « territoire » étranger, les intrus se mirent à « battre de la queue » de façon rapide (tous les pas au lieu de tous les 5-6 pas) et bientôt un membre de la colonie II les ayant aperçus, il se précipita sur eux et les poursuivit jusqu'au ruisseau; il ne franchit cependant pas ce dernier et se mit à remuer énergiquement la queue et à battre l'air des pattes de devant (comme s'il voulait encore poursuivre l'intrus, mais se trouvait inhibé à la limite du territoire ?). Les autres membres du groupe familial, quant à eux, jouent très activement et explorent les alentours. C'est cependant à cette date que l'on note aussi un certain nombre de « heurts sociaux » pouvant aboutir à l'émigration définitive de certains individus (cas de B.B1 à Fionnay, et de L2 à Stabel Chod).

Les accouplements se produisent surtout pendant le mois d'avril et la première semaine de mai, plus rarement pendant les derniers jours de mars. Après une gestation de 33 à 34 jours (Psenner, 1957), les jeunes naissent (du début mai au début juin) et la mère interdit à ce moment l'accès de son terrier — ou de sa partie de terrier — aux autres membres de la famille. Ceux-ci s'alimentent alors abondamment; jeunes et immatures continuent à jouer, du moins jusqu'à la fin de juin où ce type d'activité diminue fortement, sans toutefois cesser complètement (1 ou 2 jeux par mois ont été observés jusqu'en septembre). En fin mai, les immatures émigrent hors du domaine vital familial.

Les jeunes de l'année sortent du terrier à un âge de 39 à 40 jours (donc entre le 10 juin et le 15 juillet); leur « rayon d'action », d'abord faible, augmente ensuite progressivement au cours des 15 jours suivants. Quand une famille occupe plusieurs terriers, les jeunes restent dans le terrier maternel en juillet et août, avant de se disperser (parfois dès la mi-août) dans divers terriers du domaine familial. A l'âge de deux mois, on les voit déjà grimper sur les « postes d'observation » des adultes, qu'ils essayent d'imiter très tôt. Il leur arrive parfois d'adopter pendant la journée un certain terrier, mais de revenir dormir le soir avec leur mère (cas de Fionnay B/I). Rapidement cependant les jeunes de l'année deviennent indépendants; le 15 août 1964 (à 2 550 m) j'ai même vu une marmotte d'environ deux mois « marquer » un cône de terre devant un terrier !

La seule mue de l'année a lieu en août et se termine au début de septembre, en même temps semble-t-il chez les adultes et les jeunes. Pendant la fin de l'été, le travail d'entretien du terrier se poursuit : excavations secondaires pour des trous de secours, rentrée de foin (litière); les jeunes n'y participent apparemment pas. Hor-

mis les bains de soleil et le temps passé à surveiller la région, les marmottes consacrent alors le plus clair de leur temps à manger. A ce moment, la vie de famille est très calme, bien que quelques « conflits sociaux » éclatent encore de temps à autre.

Dix à quinze jours avant l'entrée en hibernation, l'activité journalière décroît, de même que le rayon d'action des animaux. A quelques jours d'intervalle, les membres de la famille disparaissent un à un. La fouille des terriers à cette époque de l'année a cependant montré que la tombée en léthargie n'intervenait de manière complète que 3 à 4 semaines *après* la rentrée définitive dans les terriers d'hivernage. Ceux-ci, quand on les ouvre en hiver, contiennent de 2 à 12 animaux — jamais un seul. D'après Hummel (*in litt.*) les âges seraient grossièrement séparés, les jeunes de l'année dormant dans un couloir à part. De toute façon, chaque animal en hibernation est entouré d'une mince couche de foin. A Stabel Chod, il semble qu'une même famille puisse hiberner dans 4 à 5 terriers différents. Les dernières observations de marmottes à l'air libre dont j'ai connaissance en Suisse sont les suivantes : 11 novembre (Val de Bagnes) et 26 novembre (Alp Schlapin). Un seul cas m'est connu de sortie pendant le sommeil hivernal : L. Maret (*in litt.*) a vu, sans nul doute possible, des traces de marmotte entre deux terriers, à l'Alia, sur une neige de 20 centimètres d'épaisseur, le 25 janvier 1964 ! Le temps avait été exceptionnellement doux cet hiver-là en Valais et les températures avaient oscillé entre -8°C et $+5^{\circ}\text{C}$ en janvier (au lieu de -5 à 0°C).

CYCLE DES POIDS

Pendant les 2 à 3 semaines qui suivent leur première sortie du terrier au printemps, les marmottes maigrissent, occupées qu'elles sont par les préludes nuptiaux et les changements de litière; il y a, par ailleurs, encore trop de neige alentour pour permettre une alimentation abondante.

Cette période délicate passée, les animaux se mettent à engraisser et la prise de poids continue tout au cours des six mois qui suivent, comme on peut le voir sur le graphique ci-joint, où j'ai essayé de regrouper, par classes d'âges, les différents résultats de mes pesées.

Au Val de Bagnes et à Stabel Chod, l'évolution pondérale des animaux peut se résumer ainsi :

a) Les jeunes de l'année sortent du terrier à la mi-juin, pesant de 350 à 500 grammes, ce qui correspond au poids à l'âge de 40 jours indiqué par Psenner, 1960. Au début août, les jeunes atteignent 875 g (femelle) à 900 g (mâle). A la mi-août, un mâle de Stabel Chod pesait 1 125 g et le 18 du même mois une femelle de Fionnay atteignait 2 200 g. Dans la première quinzaine de septembre, à l'Alia, un mâle ne pesait cependant pas plus de 1 750 g, et 4 femelles oscillaient entre 1 400 et 1 750 g. A la même époque, les jeunes de l'année

pesaient à Fionnay entre 1 750 et 1 850 g pour les femelles et 2 125 g pour un mâle.

b) Après le réveil du premier sommeil hivernal, un jeune de sexe mâle ne dépassait pas 800 grammes le 8 mai au Val Nügli, alors qu'un mâle de Bonatchesse pesait 1 550 g le 20 avril. Il y a donc une grande variabilité entre individus d'un même âge. En juin, le poids augmente comme en témoignent 3 mâles et 5 femelles de Fionnay dont le poids moyen était respectivement de 2 733 g (2 650-3 000) pour les premiers et de 2 462 g (2 300-2 750) pour les secondes. En août, on note encore de grandes différences inter-individuelles (1 mâle de 2 550 g et un autre de 3 050). En septembre, peu avant le sommeil hivernal, les mâles atteignent 3 550 g en moyenne (3 400-3 800).

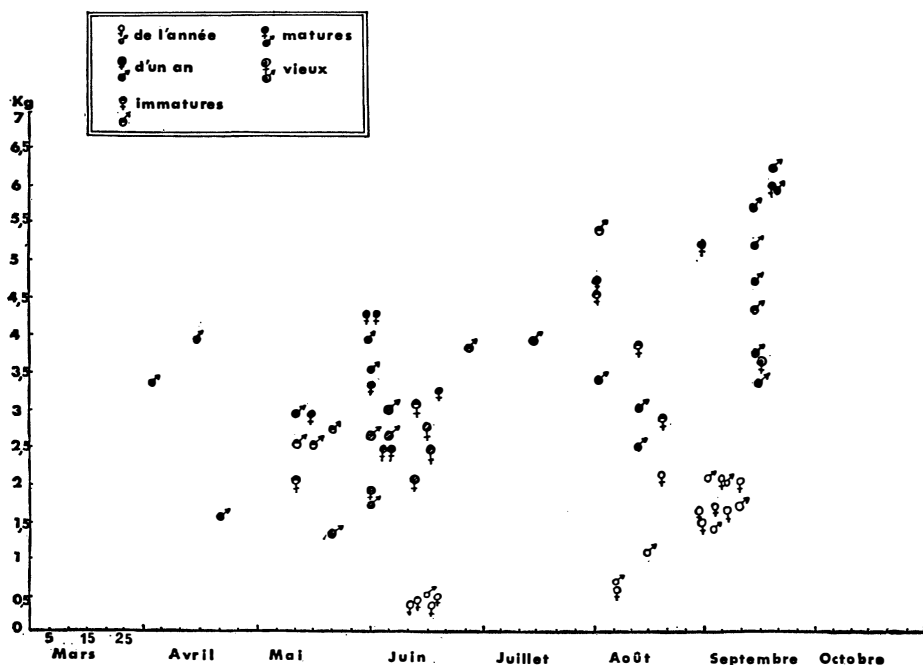


Fig. 1. — Evolution du poids des Marmottes pendant leur période d'activité.

c) Au réveil du second sommeil hivernal, 3 mâles de Stabel Chod pesaient respectivement 2 525, 2 550 et 2 750 g et une femelle 2 000 g; à la mi-août, une femelle avait déjà atteint 3 650 g. A Fionnay, un mâle immature pesait 3 625 g en juin et un autre 5 450 g en septembre; les femelles immatures sont passées de 2 850 g en août à 4 550 g en septembre.

d) Après le troisième sommeil hivernal, tous les animaux sont adultes et ont la même taille; il devient donc impossible de distinguer

in natura des classes d'âge annuelles. Pour les mâles, les poids passent alors d'une moyenne de 3 300 g en avril à 5 500 g en septembre. Le maximum enregistré fut de 5 755 g le 12 septembre.

En jardin zoologique (Bâle et Innsbruck) l'évolution saisonnière du poids est similaire, mais les valeurs absolues sont plus fortes, les adultes pouvant dépasser 6 kilogs en septembre.

Les quelques chiffres suivants donnent une idée de la part qui revient aux dépôts de graisse abdominaux dans l'engraissement estival et automnal de *Marmota marmota*.

<i>Sexe</i>	<i>Age</i>	<i>Localité</i>	<i>Date</i>	<i>Poids total (g)</i>	<i>Poids de la graisse abdominale (mésentérique) en g</i>
Mâle	adulte	Bonatchesse	2.IV	3 325	310
Mâle	adulte	Bever	1.VI	3 550	45
Mâle	adulte	Bever	14.VII	3 500	100
Femelle	adulte	Fionnay	2.VI	4 225	± 0
Femelle	adulte	Bever	1.VI	3 300	25
Femelle	adulte	Bonatchesse	2.IX	4 500	560
Mâle	subadulte	Bonatchesse	2.IX	5 450	625
Femelle	immature	Bonatchesse	2.IX	4 550	610
Mâle	immature	Bonatchesse	3.IX	3 400	250

Ces pesées montrent l'importance des dépôts de graisse abdominaux accumulés avant l'hibernation. Un mois avant le début de l'endormissement le poids de la seule graisse mésentérique peut atteindre 12 % du poids total de l'animal.

FRÉQUENCE DE REPRODUCTION ET TAILLE DES PORTÉES

En captivité la marmotte femelle est apte à la reproduction dès après le second sommeil hivernal, comme l'ont montré les observations de Psenner, mais rien n'indique qu'il en soit de même *in natura*. Les mâles de 2 ans ont, en tous cas, de tout petits testicules, encore intra-abdominaux. Une fois adulte, la femelle peut avoir une portée chaque année, comme l'ont établi les élevages poursuivis au jardin zoologique de Bâle. Mais là encore il n'est pas certain qu'il en soit de même dans la nature. Quant à la taille des portées, elle varie de 2 à 5 petits : en captivité, ce chiffre peut aller jusqu'à sept (Psenner).

CYCLE D'ACTIVITÉ JOURNALIÈRE

En été, passée la période de reproduction, l'activité journalière des marmottes suit un horaire assez stéréotypé que l'on peut résumer de la façon suivante. La sortie du (ou des) terriers commence

peu après 5 heures du matin et se continue jusque vers 8 heures, mais varie d'un mois à l'autre. Les premières apparitions s'échelonnent de 5 h 35 à 7 h 10 en fin juillet, de 6 h 15 à 7 h 20 en fin août et de 7 h 15 à 8 h 15 en fin septembre. Vent et brouillard ne semblent pas influencer l'heure de début de l'activité diurne. La pluie, par contre, inhibe la sortie du terrier, qui ne se produira que 15 à 30 minutes après sa fin — à moins qu'il ne s'agisse que d'une bruine légère.

La première activité matinale consiste en une reconnaissance visuelle des alentours; les animaux s'assoient et regardent dans les diverses directions pendant 30 à 45 minutes; ceci est entrecoupé de périodes de toilette et de « reniflages » mutuels (contacts nasaux, « identification kiss») des membres du groupe familial au fur et à mesure qu'ils émergent de terre. Il ne semble exister aucune régularité dans l'heure de sortie des sexes et des âges; dans certains cas ce fut le mâle adulte qui sortit le premier du terrier; dans d'autres ce furent les jeunes de l'année précédente; d'autres jours enfin ce sont les jeunes de l'année qui émergent en tête. Le premier nourrissage débute 1 heure environ après le début des activités diurnes; entre temps les marmottes vont et viennent entre les blocs, se couchent, se nettoient, se mordillent entre elles ou inspectent l'horizon. Elles peuvent aussi « marquer » certains points du domaine vital (aspérités entre autres) avec les sécrétions de leurs glandes jugales; ce comportement est surtout net en début de saison. Sur le sol, le marquage jugal est inévitablement précédé d'un grattage (pour nettoyer le sol des autres odeurs ?). Les marmottes commencent à manger aux alentours mêmes des terriers où elles ont passé la nuit, puis s'éloignent peu à peu à la périphérie de leur domaine familial. Ce mouvement « centrifuge » peut être déclenché par un seul individu, par deux marmottes assez souvent, et même par plusieurs animaux appartenant à deux familles voisines. Le hasard semble jouer un grand rôle dans ces « mouvements d'ensemble ».

Lorsque deux marmottes se rencontrent à distance de leur terrier, leur comportement est d'abord agonistique. Quand il s'agit de membres de deux groupes familiaux différents, il y a soit poursuite, soit lutte. Par contre, quand il s'agit de membres d'une même famille, l'un des individus court simplement vers l'autre et le « renifle » (contact nasal) avant que les deux marmottes se mettent paisiblement à manger. En cours de déplacement ou de nourrissage, les animaux grimpent souvent sur des pierres ou des gros blocs, dont certains deviennent de véritables « relais », et d'où les marmottes surveillent les environs tout en prenant leur bain de soleil. De telles haltes peuvent durer 45 minutes, mais ceci est plutôt rare; généralement l'animal est interrompu au bout de 3 à 10 minutes par une cause quelconque de perturbation qui le fait se dresser ou visiter un terrier de secours pendant quelques instants — à moins qu'il ne « fasse sa toilette » pendant quelques minutes. Le nourrissage mati-

nal proprement dit dure, si rien ne vient l'interrompre, de une à trois heures. Pour manger, les marmottes peuvent s'aider d'une patte de devant pour tenir une herbe trop haute; parfois aussi elles se dressent et utilisent leurs deux membres antérieurs. Le reste de la matinée est occupé par de courtes périodes de « reconnaissance visuelle » du terrain et des jeux. Ce sont essentiellement les jeunes des deux sexes de l'année précédente et les immatures après leur second sommeil hivernal qui se livrent à ces « luttes ». Parfois quatre individus peuvent jouer ensemble et le tout se termine par de véritables « tonneaux » sur la pente gazonnée. Chez les immatures on observe aussi quelquefois des simulacres d'accouplement; j'ai constaté un tel comportement entre deux mâles marqués et j'ai vu aussi une femelle immature essayant de s'accoupler avec un mâle.

Vers 10 heures les animaux ont tendance à retourner à leurs terriers et à monter sur leurs postes d'observation pour prendre leurs bains de soleil, suivant les déplacements de ce dernier et évitant (en montagne du moins) de rester complètement à l'ombre. Midi est souvent marqué par une pause — ou de plus longs séjours au terrier en cas de dérangement.

Dans l'après-midi, les activités semblent un peu plus restreintes, bien que le nourrissage reprenne vers 14 heures et dure jusque vers 19 h 30, entrecoupé de bains de soleil. Avant de rentrer au terrier, les animaux restent souvent jusqu'à un quart d'heure à « monter la garde » près des orifices. Ce sont souvent les mâles et les jeunes de l'année précédente qui rentrent les derniers sous terre. Je n'ai jamais vu *in natura* de marmottes ramener du foin au terrier le soir, comme elles le font si souvent en captivité. Les disparitions s'échelonnent entre 18 h 50 et 20 heures en fin juillet, entre 18 h 05 et 19 h 25 en fin août, et entre 12 h 30 et 16 heures en fin septembre. L'influence de l'éclairement est donc évidente. Une forte pluie survenant en cours de journée peut faire rentrer définitivement les animaux dans leur terrier, de même qu'un dérangement survenant en fin d'après-midi. Un même individu ne sort pas (ou ne rentre pas) obligatoirement à la même heure plusieurs jours de suite. Mes observations à Silvaplana m'ont permis de noter qu'il peut y avoir une heure de différence entre deux jours consécutifs; la quantité de nourriture consommée la veille et les interactions sociales dans le terrier doivent jouer leur rôle dans ces changements individuels d'horaire.

La répartition moyenne des diverses activités quotidiennes était la suivante en fin avril 1964 à Fionnay :

- Sortie du terrier, reconnaissance visuelle des alentours, soins de toilette, prises de contact avec les congénères à l'orifice du terrier ± 1 heure
- Alimentation de la matinée ± 1 h 45 à 2 h.

- Rapports sociaux, séjours sur les postes d'observation, bains de soleil $\pm 1 \text{ h } 45 \text{ à } 2 \text{ h.}$
- Alimentation de l'après-midi $\pm 4 \text{ heures}$
- Rapports sociaux, jeux, alertes $\pm 2 \text{ heures}$
- Lent retour au terrier, activités autour des orifices de sortie, reconnaissance visuelle .. $\pm 15\text{-}30 \text{ minutes}$

La durée totale de la période d'activité diurne est donc de 10 h 45 à 11 h 30 à cette période de l'année. En août, la durée du nourrissage quotidien augmente. Au Heutal, les 26 et 27 août 1964, l'actogramme quotidien pouvait être décomposé ainsi :

- Alimentation $\pm 9 \text{ heures}$
- Séjours au terrier et environs immédiats .. $\pm 1 \text{ heure } 1/2$
- Reconnaissance visuelle, contacts sociaux, etc. $\pm 1 \text{ heure}$

LA STRUCTURE DÉMOGRAPHIQUE DES POPULATIONS

Sex-ratio. La proportion des sexes chez *Marmota marmota* paraît voisine de 50:50 à la naissance (ou tout au moins après la sortie du terrier), tant en liberté qu'en captivité, comme en témoignent les chiffres suivants :

Observations in natura	Mâles	Femelles	Sexe indéterm.	Total
Fionnay, I, C, 1964	1	2	0	3
Fionnay, I, B, 1963	1	3	2	6
Fionnay, I, B, 1964		2	3	5
Fionnay, II, 1964		1	1	2
Bonatchesse, 1964	1	1	1	3
Bonatchesse, A, 1963	2	1	1	4
Stabel Chod, 1963	2		3	5
Stabel Chod, 1964	1		3	4
Munt la Schera, 1963	1		5	6
L'Alia, 1964	1	2	2	5
Bever, A, 1963	1	1	0	2
Total	11	13	21	45

Observations en captivité	Mâles	Femelles	Sexe indéterm.	Total
Zoo de Bâle, 1957	2	0	0	2
Zoo de Bâle, 1958	1	1	1	3
Zoo de Bâle, 1959	0	1	5	6
Zoo de Bâle, 1961	4	1	0	5
Zoo de Bâle, 1962	1	4	0	5
Zoo de Bâle, 1963	1	4	0	5
Zoo de Bâle, 1964	<u>3</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>3</u>
Total	12	11	6	29

Parmi les adultes, le sex-ratio semble également voisin de 50 : 50, comme le montrent les chiffres suivants où j'ai réuni mes propres observations faites sur des animaux capturés pour marquage et les résultats de la détermination du sexe de marmottes adultes tuées par des chasseurs :

	<i>Mâles</i>	<i>Femelles</i>
Adultes capturés pour marquage ...	13	13
Chasse Bgn-Gr	14	9
Chasse Bever	3	10
Chasse Zuoz	1	
Chasse Bonatchesse	<u>3</u>	<u>2</u>
Total	34	34

Age-ratio. En l'absence d'un moyen commode pour estimer l'âge exact des adultes, je me bornerai à indiquer ici le pourcentage des jeunes de l'année dans la population générale des « colonies » dont j'ai pu établir l'effectif avec une quasi-certitude :

<i>Localité</i>	<i>Jeunes de l'année</i>	<i>Population totale</i>	<i>Pourcentage des jeunes dans la population totale</i>
Fionnay 1963	8	22	36
Fionnay 1964	10	26	36
Stabel Chod 1964	4	18	22
Val dal Fain 1963	7	24	29
Val dal Fain, A 1963	4	11	36
Sils-Silvaplana 1963	3	9	33
Environs de Fionnay 1964	7	19	37
Bever 1963	5	13	38
Munt la Schera 1963	6	17	35
	<hr/> 54	<hr/> 159	<hr/> 29,4

Il y avait donc, en gros, un jeune de l'année pour deux marmottes plus âgées dans les diverses « marmottières » étudiées en 1963 et 1964.

LA STRUCTURE SOCIALE DES POPULATIONS

L'observation prolongée des individus marqués, en particulier à Fionnay et au Stabel Chod, m'a très vite montré que chaque « colonie » de marmottes était en réalité formée par la juxtaposition des domaines vitaux (ou « home-ranges ») d'un nombre variable de familles allant d'une seule (Stabel Chod) à cinq (Fionnay I). L'étendue du domaine vital peut être appréciée de façon précise par l'observation continue, au cours de la journée, des déplacements des membres du groupe familial; si l'on reporte sur un plan tous ces itinéraires, on voit qu'ils se limitent toujours à une certaine zone chevauchant quelque peu (mais pas de façon considérable) les limites des zones fréquentées par les familles voisines. Si l'on répète ce type d'observations plusieurs fois au cours de la belle saison, on s'aperçoit immédiatement que les limites du « home-range » restent très constantes d'avril à septembre; il en est de même, en général, deux années consécutives (figure 2). A l'époque des parades les adultes occupant un domaine vital donné ont nettement tendance à en interdire l'accès à leurs congénères matures; le « home-range » est donc alors un véritable territoire. Plus tard, les comportements agonistiques s'estompent et il y a toujours un certain chevauchement des limites des domaines vitaux contigus (figure 2). En été, il n'y a plus de défense territoriale, tout au plus des possibilités d'escarmouches entre mâles voisins.

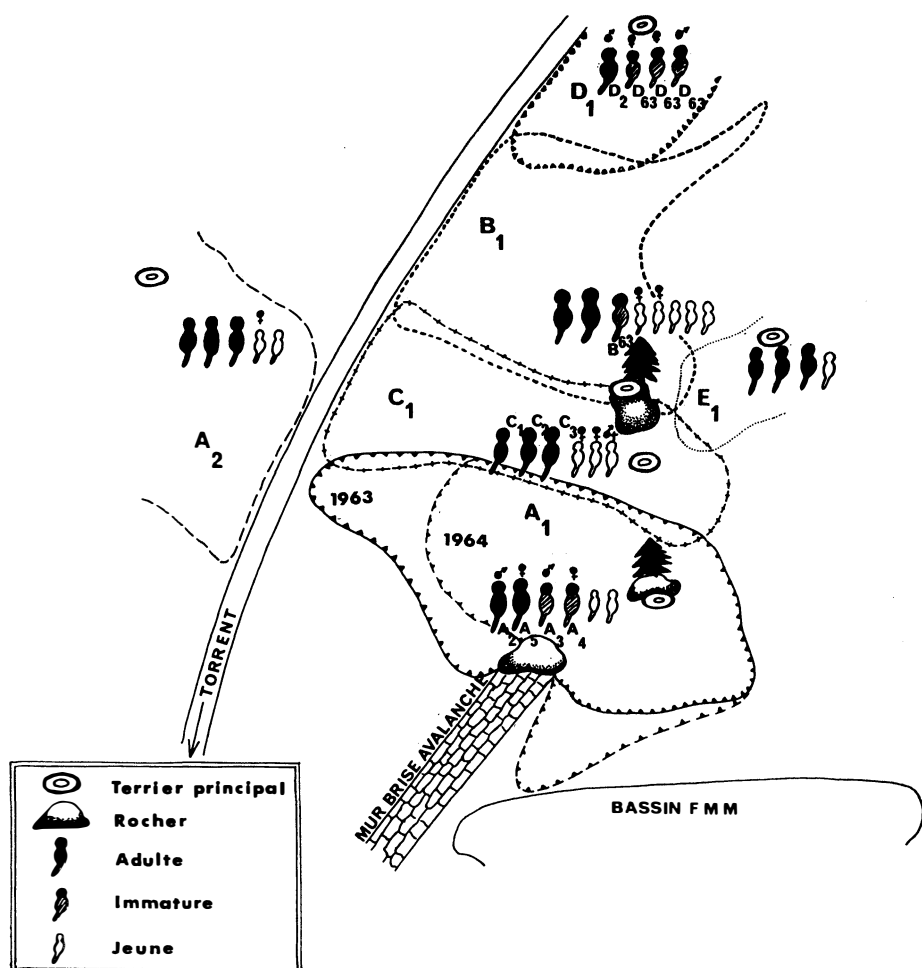


Fig. 2. — Topographie du domaine vital des différentes familles de Fionnay I, le 7 août 1964.

J'ai pu déterminer avec une certaine précision la surface du domaine vital de plusieurs familles (voir tableau de la page 255) et j'ai constaté qu'elles occupaient des domaines vitaux allant de 14 000 à 20 000 mètres carrés. La constance des chiffres obtenus me paraît remarquable. On notera que les superficies trouvées sont très supérieures à celles indiquées par Bopp (2 000 à 3 000 m²).

Chaque domaine-vital est nettement structuré. L'emplacement le plus important en est le *terrier principal*, où se passe l'hibernation et s'effectue la mise-bas. Notons que ce terrier n'est pas nécessai-

rement situé au milieu du « home-range ». Quelques *pistes* bien nettes s'en éloignent en direction des *terriers secondaires* et des lieux de nourrissage. Ces derniers sont véritablement farcis par ces retraites de secours, plus ou moins importantes et profondes, et élargies à l'occasion. On rencontre également des *ébauches de terriers*, parfois abandonnées pendant longtemps. Les terriers secondaires sont visités régulièrement lors de la progression de l'animal sur son domaine vital; ils sont utilisés essentiellement lors d'un dérangement brusque qui ne permet pas à la Marmotte de rentrer jusqu'au terrier principal. A Fionnay j'ai compté en moyenne un trou par 100 mètres carrés de terrain habité; en moins de 5 secondes la famille entière est donc assurée de disparaître sous terre en cas de danger. Fait important, tout membre du groupe familial peut utiliser n'importe quel terrier présent sur le domaine vital de la famille, à l'exception du terrier principal quand la mère y élève ses petits. Au cours de la même période d'activité, un même individu marqué fréquente donc de nombreux terriers différents, bien que des préférences temporaires puissent être observées. Le « marquage » des alentours de terriers et de certains emplacements dans les pierriers (près d'entrées possibles ?) est effectué avec les glandes cutanées de la joue; au printemps, on a même l'impression que ce dépôt de sécrétions s'effectue un peu partout sur le « home-range ».

Outre terriers et pistes, le domaine vital de la Marmotte contient également de nombreux *postes d'observation* placés sur des rochers, des pierres un peu proéminentes, un cône de terre ou une pelouse dominant un terrier, voire même une souche. Un poste d'observation régulièrement fréquenté est facilement reconnaissable par l'odeur qui l'imprègne et la terre qui le revêt. Comme l'a observé Bopp (1954), il y a toujours, ou presque, un trou de secours à proximité immédiate. En fin juin et juillet, les *emplacements de jeu* des jeunes sont parfois bien visibles. Les *latrines* (utilisées en commun par tous les membres de la famille) peuvent être situées en plein air, sur des cônes de terre devant des terriers (Stabel Chod); souvent, cependant (Val dal Fain, Fionnay), on les trouve dans des terriers de secours, voire dans un bras spécial du terrier principal.

En haute-montagne, là où le terrain est bien découvert et moins caillouteux (et où la visibilité est donc meilleure), la topographie du domaine vital est légèrement différente: la famille se scinde le soir, pour passer la nuit dans plusieurs terriers différents (de 2 à 9). Entre ceux-ci peuvent s'observer en fin de saison de véritables « sentiers battus », preuve indirecte de la préférence dont ils jouissent par rapport aux autres. Il n'en demeure pas moins que tous les membres de la famille peuvent utiliser n'importe quel terrier du domaine vital familial, qu'un individu marqué peut changer de gîte d'une nuit à l'autre, mais que certains individus manifestent parfois également des préférences temporaires. La femelle élevant ses petits est dans ce cas la seule à occuper de façon constante un

même terrier, de la mise bas à l'émancipation des jeunes. A Stabel Chod, la femelle VS occupa ainsi pendant tout le mois de juillet le terrier S, où elle était même accompagnée de 1 ou 2 immatures de l'année précédente. En août, tous les jeunes se dispersèrent.

La dimension des « colonies » (donc le nombre de « familles élargies » qui les constituent) est finalement fixée par l'étendue du biotope favorable disponible. Il faut noter à ce propos que les buissons de *Rhododendron* et d'*Arctostaphylos*, les forêts trop denses à *Pinus cembra* et *Pinus montanus*, les cours d'eau, les pans de rochers et les routes interrompent la continuité du peuplement.

Composition du groupe familial

Quatre groupes familiaux ont pu être étudiés jusqu'ici avec suffisamment de précision pour que l'on puisse se faire une idée de leur composition.

Le groupe A/I de Fionnay comprenait, en juillet 1964, 1 mâle adulte (A2), 1 vieille femelle adulte (A5), 1 mâle immature (A3), 1 femelle immature (A4), 1 animal d'âge et de statut indéterminé, et 2 jeunes de l'année précédente nés en mai 1963.

Le groupe A de Bonatchesse comptait, pendant l'été 1964, 1 mâle adulte, 1 femelle adulte, 1 mâle immature, 1 femelle immature, 3 jeunes de l'année précédente (2 mâles et 1 femelle) et 1 animal d'âge et de statut indéterminé.

Le groupe A de Bever était formé, en juin 1964, de 1 mâle adulte, d'une femelle adulte et de deux jeunes de l'année précédente (1 mâle et 1 femelle).

Le groupe de Stabel Chod, comprenait, en juillet 1964, 1 femelle adulte (VN), 1 mâle d'au moins trois ans (BB), 2 mâles de deux ans (NB et RJ), 2 femelles de 2 ans (B1B1 et J0), 2 jeunes mâles de l'année précédente et 1 jeune mâle né en mai 1964.

Il semble donc bien que le groupe familial de marmottes se compose en définitive d'un couple d'adultes reproducteurs accompagné de leurs descendants (jeunes et immatures) des deux (ou même trois) années précédentes. Mais il peut cependant y avoir des exceptions. Le groupe B de Bever comportait, par exemple, en juin 1964, 1 mâle adulte, 2 femelles adultes et 9 immatures et jeunes; dans ce dernier cas, la polygamie est probable. Au jardin zoologique de Bâle, j'ai d'ailleurs pu observer qu'un mâle isolé tendait à féconder toutes les femelles vivant avec lui. Selon Müller-Using également, la femelle accepterait tous les mâles de la colonie qui l'approcheraient à l'époque de l'œstrus printanier.

Variations de la taille du groupe familial avec le milieu

Dans tous les habitats qui paraissent optimum pour elles, les marmottes vivent donc en groupes familiaux de 5 à 12 individus

occupant des domaines vitaux de 14 000 à 20 000 mètres carrés, comme en témoignent les chiffres suivants :

<i>Localité</i>	<i>Nombre d'animaux (Nombre de jeunes entre parenthèses)</i>	<i>Surface du domaine vital (en m²)</i>
Val dal Fain, A, 1963	11 (4)	14 000
Alia, A, 1964	12 (5)	15 000
Fionnay, A/I, 1964	7 (0)	15 000
Fionnay, B/I, 1963	10 (6)	14 000
Fionnay, B/I, 1964	8 (5)	14 000
Fionnay, C/I, 1963	6 (0)	15 000
Fionnay, C/I, 1964	6 (3)	15 000
Fionnay, A/II, 1964	5 (3)	15 000
Bonatchesse, A, 1964	8 (0)	14 000
Bonatchesse, B, 1964	11 (3)	18 000
Sils, A, 1963	4 (0)	20 000
Sils, B, 1963	5 (3)	20 000

Si l'habitat (forêt à *Pinus montanus*) ne permet pas la cohabitation de plusieurs groupes familiaux, la « colonie » est réduite à une seule « famille élargie » dont l'effectif est alors plus important que normalement, et où les immatures peuvent peut-être rester plus longtemps avec leurs parents. Tel me paraît être le cas des groupes familiaux uniques suivants :

<i>Localité</i>	<i>Nombre d'animaux (Nombre de jeunes entre parenthèses)</i>	<i>Surface du domaine vital (en m²)</i>
Stabel Chod, 1964	18 (4)	28 800
Munt la Schera, 1963	17 (6)	30 000

Dans ces deux cas, les communications avec les zones voisines écologiquement favorables n'étaient pas régulièrement possibles, ou tout au moins pas faciles.

DENSITÉ DES POPULATIONS DE MARMOTTES

J'ai essayé, par marquage et observation prolongée de certaines « colonies », ou par capture complète de certaines autres, de calculer la population totale vivant sur une zone déterminée. Les chiffres indiqués ci-après ont été obtenus en juillet et août et comprennent donc les jeunes de l'année. La surface des « colonies » de marmottes

comprend non seulement la superficie des domaines vitaux des différents groupes familiaux, mais également les pierriers, rochers et fourrés de rhododendrons qui se trouvent dispersés parmi eux.

Localité	Surface de la « colonie » en m ²	Popu- lation de mar- mottes	Marmottes par hectare
Fionnay I, 1963	34 500	23	6,37
Fionnay I, 1964	34 500	21	6,08
Stabel Chod, 1964	28 800	18	6,24
Bonatchesse, A, B, C, 1964	52 200	28	5,36
Bonatchesse, T, 1964	27 500	14	5,08
Val dal Fain, 1963	18 800	14	7,18
Sils, Forêt, 1963	11 000	9	6,83

La grande similitude des diverses densités de population des « marmottières » est remarquable. Prairies alpines et forêt à *Larix* sur terrains calcaires, entre 1 300 et 2 600 mètres d'altitude, supportent donc des populations dont la densité varie de 5 à 8 individus à l'hectare.

BIBLIOGRAPHIE

- BOPP, P. (1954). — Zur Topographie der Murmeltierterritorien. *Revue Suisse Zool.*, 61 : 374-380.
- BOPP, P. (1955). — Kolonialterritorien bei Murmeltieren. *Revue Suisse Zool.*, 62 : 292-299.
- BOPP, P. (1956). — Zur Topographie eines Kolonialterritoriums bei Murmeltieren. *Revue Suisse Zool.*, 63 : 255-261.
- COUTURIER, M.A.J. (1963). — Contribution à l'étude du sommeil hibernale chez la Marmotte des Alpes. *Mammalia*, 27 : 455-482.
- COUTURIER, M.A.J. (1964). — La Marmotte des Alpes. In : *Le Gibier des montagnes françaises*, pp. 137-189.
- HAINARD, R. (1962). — *Mammifères sauvages d'Europe*. Volume 2, Seconde édition. La Marmotte, pp. 173-186.
- KOENIG, L. (1957). — Beobachtungen über Reviermarkierung sowie Droh-Kampf - und Abwehrverhalten des Murmeltieres. *Zeits. f. Tierpsychol.*, 14 : 510-521.
- MÜLLER-USING, D. (1954). — Beiträge zur Oekologie der *Marmota m. marmota*. *Zeits. f. Säugetierkunde*, 19 : 166-177.
- MÜLLER-USING, D. (1956). — Zum Verhalten des Murmeltieres. *Zeits. f. Tierpsychol.*, 13 : 135-142.
- PSENNER, H. (1957). — Neues vom Murmeltier. *Säug. Mitteil.*, 5 : 4-10.
- PSENNER, H. (1960). — Das Verhalten der Murmeltiere, insbesondere von Mutter und Jungen, im Bau. *Säug. Mitteil.*, 8 : 144-148.
- SCHOCHER, B. (1946). — *Murmeli*. Zurich.